УДК 594:575.8(477)

МОЛЛЮСКИ РОДА *THEODOXUS* (GASTRAPODA, NERITIDAE) УКРАИНЫ: МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И АЛЛОЗИМНЫЙ АНАЛИЗ

С. В. Межжерин[1], Ю. В. Тарасова[2], Е. И. Жалай[1]

[1] *Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина E-mail: mezh@izan.kiev.ua*
[2] *Житомирский государственный университет им. Ивана Франко, ул. Б. Бердичевская, 40, Житомир, 10002 Украина*

Получено 11 июня 2010
Принято 10 ноября 2011

Моллюски рода *Theodoxus* (Gastropoda, Neritidae) Украины: морфологический и аллозимный анализ. Межжерин С. В., Тарасова Ю. В, Жалай Е. И. — Аллозимный анализ неритид рода *Theodoxus* Montfort, 1810 подтвердил эволюционно-генетическую дискретность трех видов: *T. astrachanicus, T. fluviatilis, T. danubialis*, тогда как *T. danasteri, T. sarmaticus, T. velox* и *T. euxinus* по данным генного маркирования оказались конспецифичными *T. fluviatilis.* К такому же выводу приводят и результаты морфометрического анализа раковины и половой системы.

Ключевые слова: систематика, *Theodoxus*, аллозимная изменчивость, морфометрия, Украина.

Mollusks of the Genus Theodoxus (Gastropoda, Neritidae) of Ukraine: the Morphological Analysis and Analysis of Allosymes. Mezhzherin S. V., Tarasova J. V., Zhalay E. I. — Allozyme analysis of neritid mollusks of the genus *Theodoxus* Montfort, 1810 shows evolutionary and genetical discreteness of the three species *T. astrachanicus, T. fluviatilis, T. danubialis,* whereas *T. danasteri, T. sarmaticus, T. velox* and *T. euxinus* species were found to be conspecific with *T. fluviatilis* according to the results of gene labeling. The results of morphometric analysis of the shell and genital system lead support this conclusion.

Key words: systematics, *Theodoxus*, allozyme variation, morphometry, Ukraine.

Введение

Систематика моллюсков-неритид рода *Theodoxus* Montfort, 1810 традиционно является полем таксономической неопределенности и областью обширных научных дискуссий малакологов. Причиной этого является необычайная для пресноводных брюхоногих изменчивость окраски раковины, имеющая выраженный дискретный характер. В настоящее время в акваториях Украины выделяют не менее 6 форм, которым систематики строго типологической школы придают ранг видов (Анистратенко, Анистратенко, 2001; Определитель..., 2004). Вместе с тем морфогенетические исследования, проведенные еще в 50-х годах XX ст. (Neumann, 1959 a, b), показали, что изменчивость окраски самого распространенного вида *T. fluviatilis* — ни что иное, как эпигенетический полиморфизм, вызванный модифицированными условиями среды (соленостью воды, температурой и т. д.), действием генов, отвечающих за окраску раковины. Эксперименты показали, что переход с секторальной на поперечнополосатую окраску или пятнистую вызван альтернативными состояниями нескольких генов, характер экспрессии которых зависит от показателей среды. Поэтому особи одного и того же вида, обитающие в речной или солоноватой воде, с низким или высоким значением pH или просто в разных температурных условиях, могут отличаться по окраске в степени не меньшей, чем классические виды.

Обширный внутривидовой полиморфизм, маскирующий таксономически важные отличия, привел к тому, что проведение четкой границы между видами лунок по морфологическим признакам оказалось задачей крайне сложной. В результате видовой состав, приводимый только для фауны

Украины, постоянно менялся. В. И. Жадин (1933, 1952) указывал четыре вида *T. danubialis, T. fluviatilis, T. pallasi* и *T. transversalis.* А. Л. Путь (1972) в этот список еще добавил *T. dniestroviensis.* Я. И. Старобаготов (1970) приводит для Украины три вида: *T. danubialis, T. fluviatilis* и *T. prevostianus.* В конце 90-х годов XX ст. сторонниками узкой концепции вида (Анистратенко и др., 1999; Анистратенко, Анистратенко, 2000) проведена ревизия, в результате которой все разнообразие форм сведено к шести видам, среди которых отсутствует *T. danubialis*, упоминавшийся ранее в фауне Украины всеми исследователями без исключения. В последнем определителе беспозвоночных фауны России (Определитель..., 2004) коллеги поддержали именно эту концепцию. Тем не менее недавние исследования предпринятые в низовьях Дуная (Жалай и др., 2008), доказали наличие еще и *T. danubialis*, а это означает, что в фауне Украины по последним данным должно насчитываться семь видов этого рода. Вместе с тем западноевропейские исследователи (Glöer, 2002; Glöer, Meier-Brook, 2003), традиционно придерживающиеся широкой концепции, для бассейнов рек Украины указывают возможность присутствия только трех видов *T. danubialis, T. fluviatilis* и *T. transversalis.*

Таким образом, на сегодня можно только сказать: сколько было исследователей, столько же было и мнений о видовом составе этого рода. Именно эти противоречия заставляют с особым вниманием отнестись к этим необычайно изменчивым моллюскам, проведя их целенаправленное исследование, базирующееся на биохимическом генном маркировании и многомерной статистической обработке данных морфометрии разных систем признаков.

Материал и методы

Основой исследования послужили выборки семи предполагаемых видов моллюсков, собранные летом и осенью 2007–2009 гг. в основных речных системах Украины (табл. 1). Предварительное установление видовой принадлежности моллюсков было проведено по основным диагностическим признакам: характеру рисунка, цвету и форме раковины и ее отдельных частей (рис. 1).

Таблица 1. Места сбора выборок семи предполагаемых видов неритид рода *Theodoxus*
Table 1. Sample localities of species of genus *Theodoxus*

Вид	№	Место выборки	Координаты, ° сев. широта / вост. долгота	n
T. fluviatilis	1	р. Тетерев, Житомир	50.2500 / 28.6667	20
	2	р. Збруч, с. Скала Подольская	48.8500 / 26.2000	12
	3	р. Гуйва, с. Пряжево	50.1852 / 28.6761	20
	4	р. Роставица, с. Шамраевка	49.7719 / 29.8327	20
	5	р. Рось, с. Половецкое	49.5288 / 31.0102	20
	6	р. Протока, г. Белая Церковь	49.8019 / 30.1151	10
	7	р. Рось, с. Гарбузин	49.4460 / 31.3359	21
	8	р. Днепр, г. Ржищев	49.9656 / 31.0360	11
	9	р. Днепр, с. Сокирное	49.1869 / 32.1147	22
	10	р. Днепр, с. Страхолесье	51.0772 / 30.3938	7
	11	р. Дунай, г. Вилково	45.4000 / 29.5833	50
	12	р. Северский Донец, г. Изюм	49.2128 / 37.2569	11
T. danasteri	13	р. Горынь, с. Козлин	50.7222 / 26.4292	20
	14	р. Днепр, с. Сокирное	49.1870 / 32.1147	10
	15	р. Рось, с. Гарбузин	49.4461 / 31.3360	10
	16	р. Днепр, г. Ржищев	49.9656 / 31.0361	12
	17	р. Гнилой Тикич, с. Гуляйполе	47.6631 / 36.2612	10
T. sarmaticus	18	Днестровский лиман, г. Белгород-Днестровский	46.1868 / 30.3284	11
	19	р. Днестр, с. Маяки	46.4122 / 30.2731	22
	20	р. Южный Буг, с. Варваровка	49.5362 / 35.2083	10
	21	Бугский лиман, с. Старая Богдановка	46.8413 / 31.9086	12
T. velox	22	р. Днепр, г. Херсон	46.6333 / 32.5833	27
	23	р. Ингулец, с. Дарьевка	46.7507 / 32.7887	25
	24	Збурьевский лиман, с. Рыбальское	46.4747/ 32.2091	30
	25	р. Конка, г. Цюрупинск	46.6200 / 32.7200	20
	26	р. Конка, г. Голая Пристань	46.5166 / 32.5167	10
T. euxinus	27	Днестровский лиман, г. Белгород Днестровский	46.1867 / 30.3284	20
T. astrachanicus	28	Утлюкский лиман с. Степок	46.3630 / 35.3616	32
T. danubialis	29	р. Дунай, г. Вилково	45.4000/ 29.5833	47

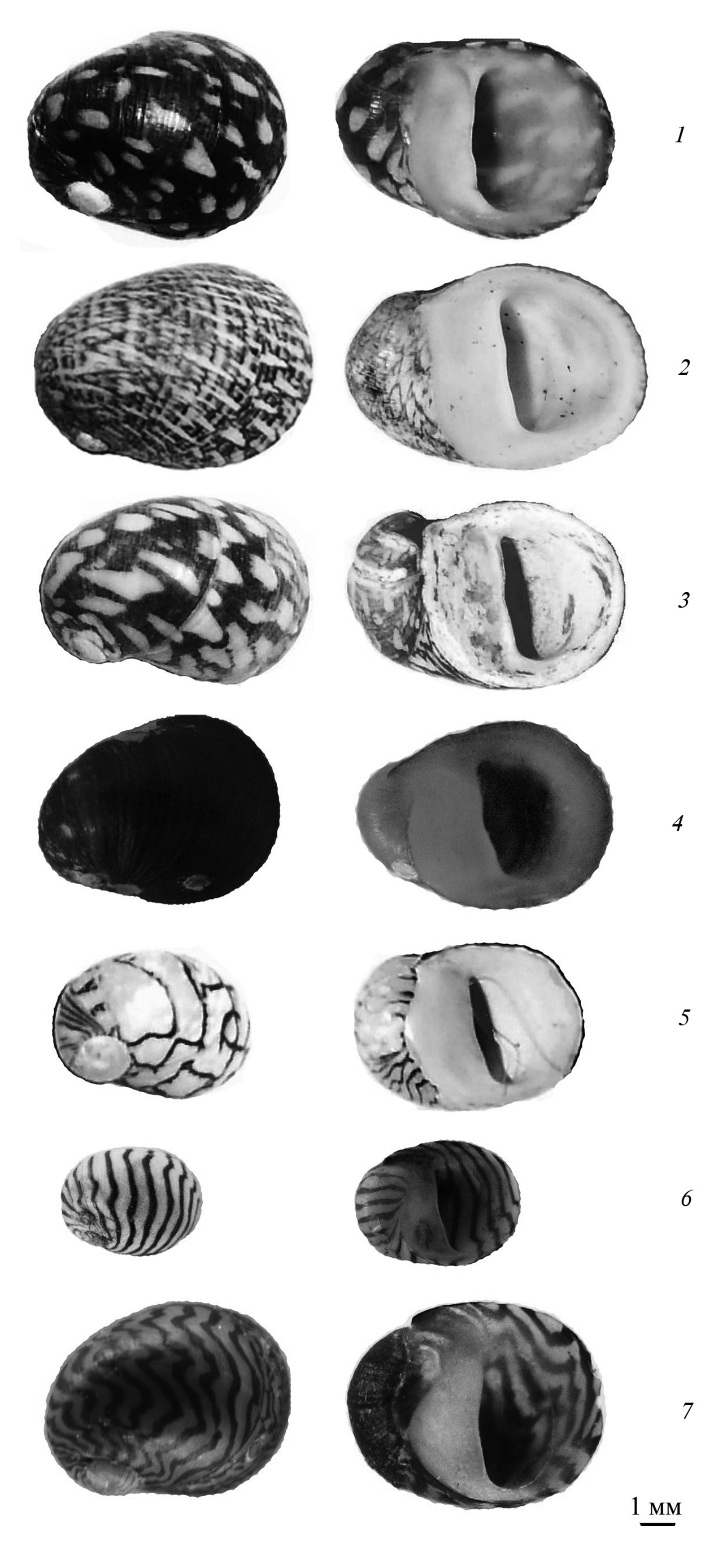


Рис. 1. Внешний вид и окраска раковины семи предполагаемых видов моллюсков рода *Theodoxus*: *1 — T. fluviatilis*; *2 — T. danasteri*; *3 — T. sarmaticus; 4 — T. velox*; *5 — T. euxinus*; *6 — T. astrachanicus; 7 — T. danubialis*.

Fig. 1. Habitus and coloration of the shell in seven supposed species of the genus *Theodoxus*: *1 — T. fluviatilis*; *2 — T. danasteri*; *3 — T. sarmaticus; 4 — T. velox*; *5 — T. euxinus*; *6 — T. astrachanicus; 7 — T. danubialis*.

Методом электрофореза в 7,5%-ном полиакриламидном геле водных экстрактов мягких тканей тела моллюсков исследована аллозимная изменчивость следующих ферментов: аспартатаминотрансферазы (Aat), малатдегидрогеназы (Mdh) и неспецифической эстеразы (Es), кодируемых соответствующими локусами *Aat*, *Mdh*, *Es*-1, *Es*-2, *Es*-3.

Морфометрический анализ проводили по двум группам признаков. Конхиологические — измеряли с помощью штангенциркуля: высота (ShH — shell heigth) и ширина (ShW — shell width) раковины, высота (AH — aperture heigth) и ширина (AW — aperture width) устья, длина раковины (ShL — shell length), ширина колумелярного отворота (ClW — columellar lip width), ширина 1-го оборота раковины (Wh1W — whorl-1 width), ширина 2-го оборота раковины (Wh2W — whorl-2 width). Таким же способом измеряли ширину пояска крышечки (HBW — horny «belt» width) и ширину ее известковой части (CPW — calcareous plate width). По этим параметрам рассчитывали индексы раковины и крышечки.

Кроме того, анализировалась и половая система, в частности были задействованы следующие промеры мужской и женской половых систем: длина (PrL — prostate length) и ширина (PrW — prostate width) простаты, длина (COL — copulatory organ length) и ширина (COW — copulatory organ width) копулятивного органа, длина (CBL — copulatory bursa receptacle length) и ширина (CBW — copulatory bursa receptacle width) резервуара копулятивной сумки, длина (SRL — spermatotheca receptacle length) и ширина (SRW — spermatotheca receptacle width) резервуара семяприемника.

Статистическая обработка данных проведена по пакету Statistica v. 6.0.

Результаты и обсуждение

Аллозимный анализ

В результате проведенных исследований эволюционно-генетическая дискретность была подтверждена для трех из семи видов неритид и заключалась она в фиксациях альтернативных аллелей по пяти из шести изученных локусов (табл. 2).

Неритида дунайская (*T. danubialis)* характеризовалась фиксациями альтернативных по отношению к неритиде пресноводной (*T. fluviatilis*) аллелей трех локусов (*Aat*, *Es*-2, *Es*-3), а по отношению к неритиде астраханской (*T. astrachanicus*) — двух (*Mdh*, *Es*-3). Причем у последнего вида локус *Mdh* полиморфен, и распределение его генотипов в выборке четко отвечало закону Харди-Вайнберга [$Mdh^{125/125}$ = 17 (12,5); $Mdh^{125/150}$ = 16 (15); $Mdh^{150/150}$ = 4 (4,5); (χ^2 = 1,74; d.f. = 2; p > 0,05]. Генетическая дивергенция *T. fluviatilis* и *T. astrachanicus* нашла отражение в фиксациях аллелей трех локусов (*Aat*, *Mdh, Es*-3). Следует сказать, что

Таблица 2. Аллозимная изменчивость семи предполагаемых видов моллюсков рода *Theodoxus*
Table 2. Allozyme variation of seven supposed species of genus *Theodoxus*

Локус	Аллель	Вид																			
		T. fluviatilis								*T. danasteri*			*T. sarmaticus*				*T. velox*		*T. euxinus*	*T. astrachanicus*	*T. danubialis*
		1*	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Aat	90																			1	1
	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
Es-3	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		
	110																			1	1
Es-2	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
	110																				1
Mdh	100	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1		1
	125																			0,4	
	150																			0,6	

* Расшифровка номеров выборок приведена в таблице 1.

Примечание. Локус *Es*-1 — инвариантный.

полученные различия на уровне аллозимов в пределах 33—50% относятся к разряду существенных, а у позвоночных обычно отвечают уровню родовых (Межжерин, Морозов-Леонов, 1995, 1996), но в любом случае свидетельствует о достаточно древней дивергенции этих видов. Тогда как 4 вида: *T. danasteri*, *T. sarmaticus*, *T. velox* и *T. euxinus*, выделенные в самое последнее время из *T. fluviatilis*, не имели по исследованным аллозимам никаких отличий ни друг от друга, ни от номинативного вида, что дает основание считать эти пять форм конспецифичными.

Морфологический анализ

Качественные признаки. Хотя для каждого из предполагаемых семи видов характерен свой рисунок раковины, тем не менее можно выделить два превалирующих типа окраски раковины (рис. 1). Первый — крапчатый и секторальный свойственен группе видов, традиционно относимых к *T. fluviatilis* s. l. Причем у одних видов на темном фоне располагаются светлые круглые или овальные пятна (*T. fluviatilis* s. str., *T. danasteri*, *T. sarmaticus*, *T. velox*), тогда как у других была сетка из темных, сливающихся между собой линий на светлом фоне (*T. euxinus*). Второй тип — это поперечная исчерченность раковины. При этом для *T. astrachanicus* характерны тонкие темные поперечные линии на светлом фоне, а для *T. danubialis* — на относительно светлом фоне широкие зигзагообразные темные поперечные полосы, которые также не сливаются между собой.

Делает похожими друг на друга два последних вида и светло-серый цвет пояска на крышечке, тогда как у других пяти (которых можно рассматривать как *T. fluviatilis* s. l.) он — оранжевый.

Количественные признаки. Проведенный дискриминантый анализ по совокупности признаков раковины крышечки и половой системы семи предполагаемых видов неритид показал, что из 18 исследованных признаков достоверный вклад в межгрупповую изменчивость вносят только 10 из них: все промеры раковины (ShW), промеры крышечки, а из промеров половой системы только один — PrW (табл. 3). При этом самым надежным разделительным признаком среди моллюсков этого рода является ширина пояска крышечки (HBW).

Надежной степенью дискриминации характеризуются только два (*T. astrachanicus* и *T. danubialis*) из семи видов, уровень их определения достигает 100%. Остальные пять видов, традиционно относимые к *T. fluviatilis* s. l., имели средний уровень дискриминации около 65%. Это означает, что по совокупности признаков эти пять видов не диагностируются, что становится особенно очевидным при графическом изображении результатов дискриминантного анализа — облака рассеивания особей этих пяти видов, перекрывающихся практически полностью (рис. 2). Приведение предполагаемых видов (*T. fluviatilis* s. str., *T. dana-*

Таблица 3. Вклад каждого из признаков (частная Лямбда) и его достоверность (p-уровень) в межгрупповую изменчивость семи предполагаемых видов рода *Theodoxus*

Table 3. Contributions of the each character (partial Lambda) and its significance (p-level) in intergroup variation of seven supposed species of *Theodoxus*

Признак	Частная Лямбда	p-уровень	Признак	Частная Лямбда	p-уровень
ShH	0,91	0,003	Wh1W	0,93	0,012
ShL	0,95	0,035	Wh2W	0,78	0,000
AH	0,87	0,000	HBW	0,58	0,000
AW	0,81	0,000	CPW	0,83	0,000
ClW	0,82	0,000	PrW	0,90	0,002

Примечание. Вклад признаков: ShW, PrL, PrW, COL, COW, CBL, CBW, SRL, SRW был не достоверным.

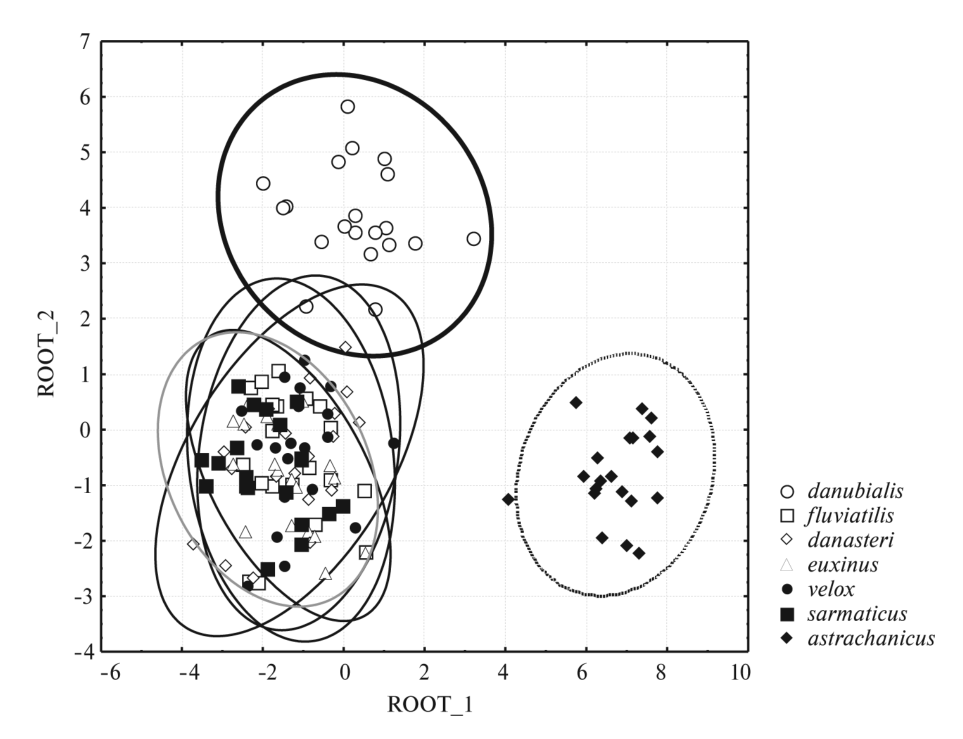


Рис. 2. Изменчивость семи предполагаемых видов рода *Theodoxus* по комплексу признаков раковины, крышечки и органов половой системы в пространстве первых двух канонических переменных (ROOT_1, ROOT_2).

Fig. 2. Variation of seven supposed species of the genus *Theodoxus* by complex of shell, plate and reproductive organs in the space of the two first canonical variables (ROOT_1, ROOT_2).

Таблица 4. Классификационная матрица, полученная путем дискриминантного анализа для семи предполагаемых видов рода *Theodoxus* по промерам раковины, крышечки и органов половой системы

Table 4. Classification matrix obtained by means of discriminant analysis of seven supposed species of genus *Theodoxus* by measurements of shell, plate and organs of the reproductive system

Вид	%	№	1	2	3	4	5	6	7
T. danubialis	100	1	20	0	0	0	0	0	0
T. fluviatilis	65	2	0	13	3	1	3	0	0
T. danasteri	55	3	0	5	11	2	1	1	0
T. euxinus	75	4	0	0	2	15	2	1	0
T. velox	70	5	0	0	1	4	14	1	0
T. sarmaticus	60	6	0	4	1	0	3	12	0
T. astrachanicus	100	7	0	0	0	0	0	0	20
Всего	75		20	22	18	22	23	15	20

Таблица 5. Надежность дискриминации трех реальных видов рода *Theodoxus*, оцененная по доле (%) правильно определенных особей, по разным группам признаков

Table 5. Reliability of discrimination of three real species of genus *Theodoxus* estimated by the part of correctly identified specimens

Вид	Все признаки	Раковина	Крышечка	Половая система
T. danubialis	100	75	75	0
T. fluviatilis s. l.	100	100	89	96
T. astrachanicus	100	100	75	85
Всего	100	96,4	85	80,8

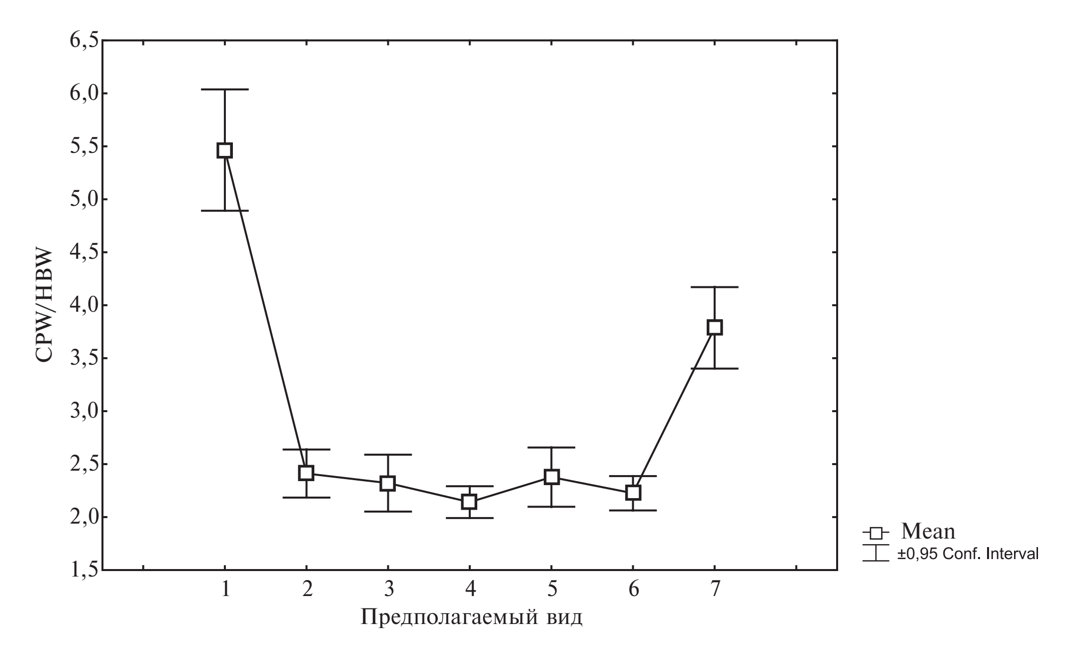


Рис. 3. Средние значения и доверительный интервал отношения ширины известковой части крышечки к ширине пояска крышечки (CPW/HBW) семи предполагаемых видов рода *Theodoxus*: 1 — *T. danubialis*; 2 — *T. fluviatilis*; 3 — *T. danasteri*; 4 — *T. sarmaticus*; 5 — *T. velox*; 6 — *T. euxinus*; 7 — *T. astrachanicus*.

Fig. 3. Average values and sample deviations of CPW/HBW index of seven supposed species of genus *Theodoxus*: 1 — *T. danubialis*; 2 — *T. fluviatilis*; 3 — *T. danasteri*; 4 — *T. sarmaticus*; 5 — *T. velox*; 6 — *T. euxinus*; 7 — *T. astrachanicus*.

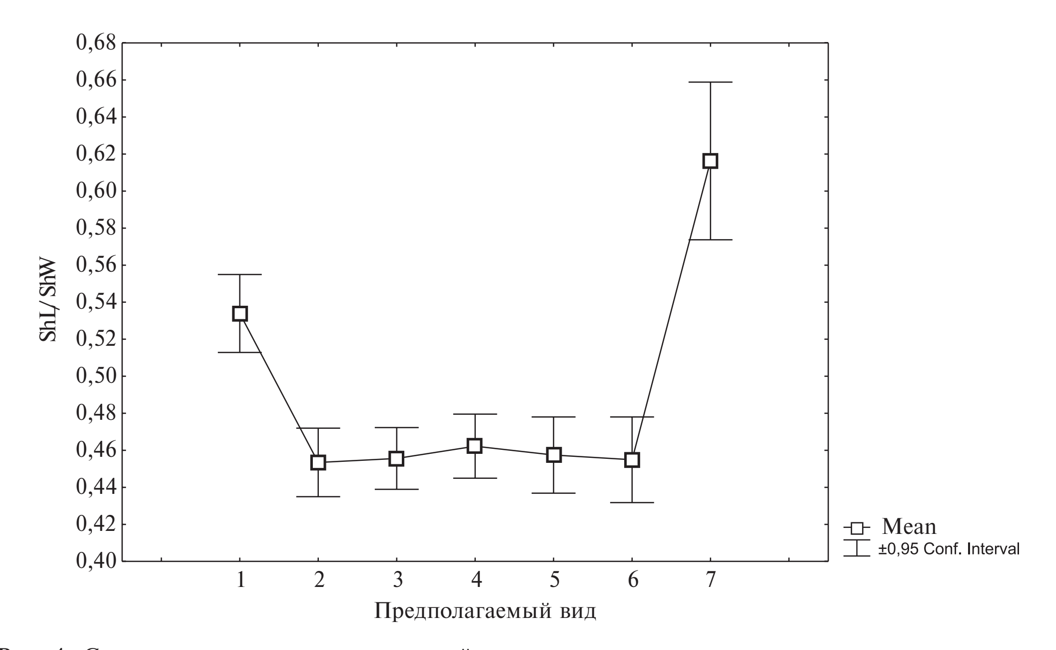


Рис. 4. Средние значения и доверительный интервал отношения длины раковины к ее ширине (ShL/ShW) семи предполагаемых видов рода *Theodoxus*: 1 — *T. fluviatilis*; 2 — *T. danasteri*; 3 — *T. sarmaticus*; 4 — *T. velox*; 5 — *T. euxinus*; 6 — *T. astrachanicus*; 7 — *T. danubialis*.

Fig. 4. Average values and sample deviations of ShL/ShW index of seven supposed species of genus *Theodoxus*: 1 — *T. fluviatilis*; 2 — *T. danasteri*; *3* — *T. sarmaticus*; 4 — *T. velox*; 5 — *T. euxinus*; 6 — *T. astrachanicus*; 7 — *T. danubialis*.

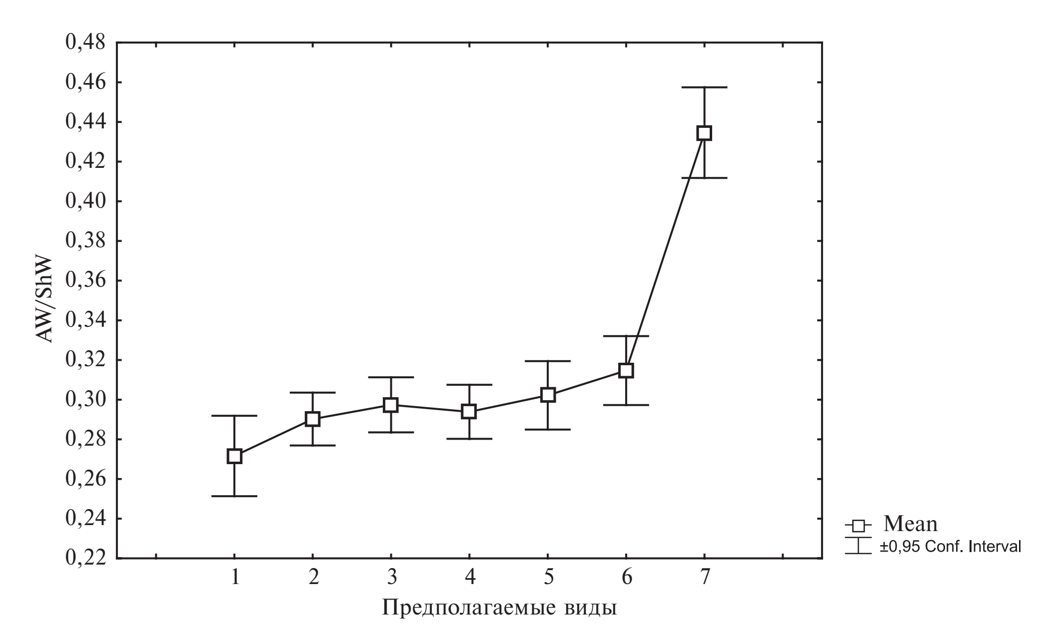


Рис. 5. Средние значения и доверительный интервал отношения ширины устья к ширине раковины (AW/ShW) семи предполагаемых видов рода *Theodoxus*: 1 — *T. danubialis*; 2 — *T. fluviatilis*; 3 — *T. danasteri*; 4 — *T. sarmaticus*; 5 — *T. velox*; 6 — *T. euxinus*; 7 — *T. astrachanicus*.

Fig. 5. Average values and sample deviations of AW/ShW index of seven supposed species of genus *Theodoxus*: 1 — *T. danubialis*; 2 — *T. fluviatilis*; 3 — *T. danasteri*; 4 — *T. sarmaticus*; 5 — *T. velox*; 6 — *T. euxinus*; 7 — *T. astrachanicus*.

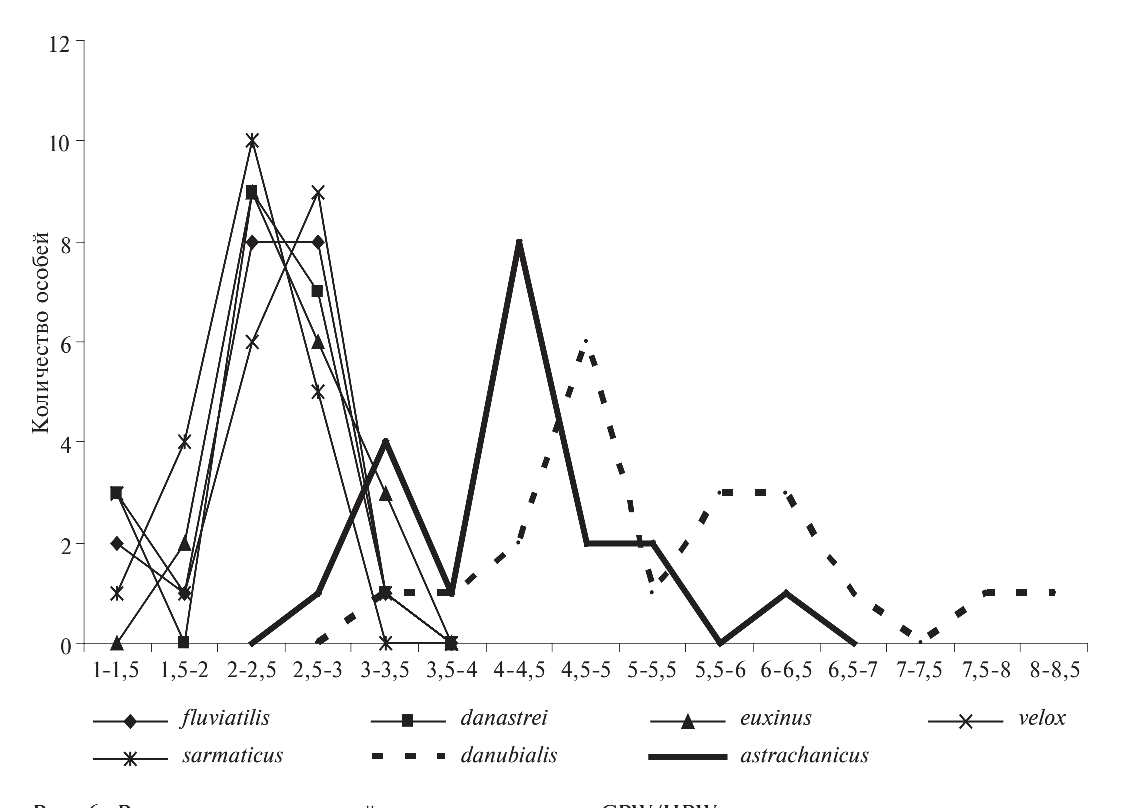


Рис. 6. Распределение значений индекса крышечки CPW/HBW семи предполагаемых видов рода *Theodoxus*.

Fig. 6. Distribution of CPW/HBW index values in seven supposed species of the genus *Theodoxus*.

Таблица 6. Параметры дисперсионного анализа, оценивающего межвидовую изменчивость признаков представителей рода *Theodoxus*

Table 6. Parameters of variance analysis which estimate interspecies variation of characters of genus *Theodoxus* representatives

Признак	*Theodoxus* (7 видов)[1]				*Theodoxus* (3 вида)[2]				*T. fluviatilis* s. l. (5 видов)[3]			
	F	ν_1	ν_2	p	F	ν_1	ν_2	p	F	ν_1	ν_2	p
ShW, мм	14,2	6	133		31,9	2	137		4,9	4	95	***
ShH / ShW	1,4	6	133	***	2,9	2	137	***	0,8	4	95	
ShL / ShW	29,0	6	133	***	89,2	2	137	***	0,1	4	95	
AH / ShW	5,4	6	133	***	14,6	2	137	***	1,0	4	95	
AW / ShW	43,4	6	133	***	126,3	2	137	***	1,7	4	95	
ClW / ShW	17,9	6	133	***	55,2	2	137	***	0,1	4	95	
Wh1W / ShW	1,0	6	133		0,5	2	137		2,1	4	95	
Wh2W / ShW	12,9	6	133	***	29,2	2	137	***	6,0	4	95	***
PrL / ShW	6,0	6	133	***	10,4	2	137	***	4,6	4	95	**
PrW / PrL	12,0	6	133	***	26,0	2	137	***	3,5	4	95	**
COL / PrL	5,5	6	133	***	2,6	2	137		7,4	4	95	***
COW / PrL	3,4	6	133	**	0,5	2	137		4,9	4	95	**
CBL / PrL	0,3	6	133		0,6	2	137		0,1	4	95	
CBW / PrL	0,6	6	133		0,9	2	137		0,4	4	95	
SRL / PrL	5,8	6	133	***	17,7	2	137	***	0,1	4	95	
SRW / PrL	6,8	6	133	***	20,4	2	137	***	0,3	4	95	
CPW / HBW	64,8	6	133	***	196,2	2	137	***	1,1	4	95	

Влияние достоверно на уровне: ** — $p < 0{,}01$; *** — $p < 0{,}001$.

[1] Изменчивость оценивалась в пределах группы из семи (*T. danasteri*, *T. sarmaticus*, *T. velox* и *T. euxinus*, *T. fluviatilis*, *T. danubialis, T. astrachanicus*) предполагаемых видов.

[2] Изменчивость оценивалась в пределах трех (*T. fluviatilis*, *T. danubialis, T. astrachanicus*) видов.

[3] Изменчивость оценивалась в пределах *T. fluviatilis* s. l. (*T. danasteri*, *T. sarmaticus*, *T. velox* и *T. euxinus*, *T. fluviatilis* s. str.).

steri, *T. sarmaticus*, *T. velox*, *T. euxinus*) в один — *T. fluviatilis* s. l. в случае использования всей совокупности признаков дает 100%-ную диагностику трех видов (табл. 4). При этом использование конкретных групп признаков приводит к более ограниченному успеху их определения, которое по промерам раковины составляет в среднем 96,4%, крышечки — 85% и органов половой системы — 81% (табл. 5). Причем в случае последней группы признаков особи *T. danubialis* нисколько не отличаются от *T. fluviatilis.*

Таким образом, полученные результаты однозначно доказывают, что на уровне совокупности промеров раковины и половой системы так же четко, как и по аллозимам, диагностируются только три вида: *T. astrachanicus, T. danubialis* и *T. fluviatilis* s. l., а соответственно остальные четыре: *T. danasteri, T. sarmaticus, T. velox*, *T. euxinus* должны рассматриваться просто как морфы последнего.

Проведенный дисперсионный анализ показал, что видовая принадлежность оказывает в высшей степени достоверное влияние на изменчивость целого ряда индексов раковины, крышечки и половой системы (табл. 6). При этом самым высоким уровнем генерализованной дисперсии характеризуются следующие три индекса: пропорции крышечки CPW/HBW и раковины AW/ShW, ShL/ShW. Значения первых двух признаков в высшей степени высоко достоверно отличаются в сравнениях *T. astrachanicus* — *T. danubialis* — *T. fluviatilis* s. l. между собой (рис. 3, 5), а по третьему — четко вычленяется *T. astrachanicus* (рис. 4), тогда как виды в пределах *T. fluviatilis* s. l. не отличаются. При этом каждый из этих признаков сам по себе не может быть использован как диагностический из-за значительных трансгрессий (рис. 6).

Заключение

Таким образом, проведенное исследование независимых систем признаков, аллозимов и морфологии раковины, дали одинаковые результаты, которые могут быть сформулированы в виде двух основных выводов.

1. Из семи предполагаемых для акваторий Украины видов реальной генетической и морфологической дискретностью обладают только три: лунка речная (*T. fluviatilis*), лунка дунайская (*T. danubialis*) и лунка астраханская (*T. astrachanicus*).

2. Четыре предполагаемые отдельными исследователями «вида» (*T. danasteri, T. sarmaticus, T. velox* и *T. euxinus*) не имеют ни аллозимных маркеров, ни морфологических признаков за исключением окраски раковины, которые бы отличали их друг от друга и всех их от *T. fluviatilis*, а потому просто являются морфами и должны рассматриваться только как синонимы последнего вида.

Анистратенко О. Ю., Старобагатов Я. И., Анистратенко В. В. Моллюски рода Theodoxus (Gastropoda, Pectinibranchia, Neritidae) Азово-Черноморского бассейна // Вестн. зоологии. — 1999. — **33**, № 3. — С. 11–19.

Анистратенко В. В. Анистратенко О. Ю. Класс Панцирные или Хитоны, класс Брюхоногие — Cyclobranchia, Scutibranchia и Pectinibranchia (часть). — 2001. — 240 с. — (Фауна Украины. Моллюски ; Т. 29, вып. 1, кн. 1).

Жадин В. И. Пресноводные моллюски СССР. — Л., 1933. — 232 с.

Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 376 с.

Жалай Е. И., Межжерин С. В., Шубрат Ю. В., Гарбар А. В. О видовом составе моллюсков рода Theodoxus (Gastropoda, Neritidae) бассейна Нижнего Дуная: решение проблемы путем анализа аллозимов // Наук. вісник Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. — 2008. — Вип. 23. — С. 205–208.

Межжерин С. В., Морозов-Леонов С. Ю. Генетическая дифференциация таксонов млекопитающих: оценка по биохимическим генным маркерам // Журн. общ. биол. — 1995. — **56**, № 1. — С.71–96.

Межжерин С.В., Морозов-Леонов С.Ю. Разномасштабность генной дифференциации таксонов видового и родового уровней и биологическая разнокачественность отрядов млекопитающих // Журн. общ. биол. — 1996. — **57**, № 2. — С. 79–94.

Межжерин С. В., Пионтковская Е. А. Биохимическая генная дифференциация таксонов птиц (Aves) // Журн. общ. биол. — 1998. — **59**, № 3. — С. 229–248.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертины / Под ред. С. Я. Цалолихина. — СПб. : Наука, 2004. — 526 с.

Путь А. Л. До вивчення лункових (Neritidae) України // Доп. АН УРСР. Сер. Біол. — № 1. — С. 78–83.

Старобогатов Я. П. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. — Л. : Наука, 1970. — 372 с.

Glöer P. Die Sübwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. — Conch Books, 2002. — 327 p.

Glöer P., Meier-Brook C. Süsswassermollusken. — Humburg : DJN, 2003. — 134 S.

Neumann D. Morphologische und experimentalle Untersuchungen über die Variabilität der Farbmuster auf der Schale von Theodoxus fluviatilis L. // Z. Morph. Okol. — 1959 a. — **48**. — P. 349–411.

Neumann D. Experimentale Untersuchungen des Farbmusters der Schale von Theodoxus fluviatilis L. // Verhandl. deut. Zool. Ges. Munster. — 1959 b. — S. 152–156.